Труды Зоологического института РАН
Том 315, № 3, 2011, с. 242–262

УДК 598.113.6

ОПИСАНИЕ НОВОГО ПОДВИДА СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA BRAUNERI MYUSSERICA* SSP. NOV. ИЗ ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ (АБХАЗИЯ) С КОММЕНТАРИЯМИ ПО СИСТЕМАТИКЕ КОМПЛЕКСА *DAREVSKIA SAXICOLA*

И.В. Доронин

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ivdoronin@mail.ru

РЕЗЮМЕ

В статье приводится описание нового подвида скальной ящерицы комплекса *Darevskia saxicola*, обитающего на территории Пицундо-Мюссерского заповедника и в районе г. Гагра Республики Абхазия. Мюссерская ящерица, *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov., отличается от других таксонов комплекса следующей комбинацией морфологических признаков: (1) крупный или очень крупный центральновисочный щиток; (2) прерывистый ряд ресничных зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками; (3) наличие дополнительных щитков, лежащих по обе стороны от затылочного и межтеменного щитков, либо дробление последнего; (4) сетчатый рисунок на спине (у самок нечеткий); (5) доминирование у самок серого и светло-серого цвета в окраске дорсальной поверхности тела; (6) белое горло и брюхо. Кроме того, новый подвид отличается некоторыми особенностями биологии: биотопической приуроченностью к прибрежным выходам конгломерата и относительно низкой численностью популяции. Предположительно, формирование таксона протекало в плейстоцене. Образование приморской равнины полуострова Пицунда за счет аллювиальной и морской аккумуляции в позднем неоплейстоцене – голоцене разделило ареал мюссерской ящерицы на гагрский и мюссерский участки. Эта территория расположена в пределах Черноморского рефугиума восточно-средиземноморских видов герпетофауны.

Ключевые слова: Абхазия, комплекс *Darevskia saxicola*, скальные ящерицы, *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

A DESCRIPTION OF A NEW SUBSPECIES OF ROCK LIZARD *DAREVSKIA BRAUNERI MYUSSERICA* SSP. NOV. FROM THE WESTERN TRANSCAUCASIA (ABKHAZIA), WITH COMMENTS ON SYSTEMATICS OF *DAREVSKIA SAXICOLA* COMPLEX

I.V. Doronin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: ivdoronin@mail.ru

ABSTRACT

The description of a new subspecies of rock lizards *Darevskia saxicola* complex, inhabited the territory of Pitsunda-Myussera Reserve and in the Gagra (Republic of Abkhazia) is given. Myussera lizard, *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov., differs from other taxa of the complex by the following combination of morphological characters: (1) large or very large masseteris scute; (2) interrupted series of ciliated grains between supraciliar and supraocular scutes; (3) presence of additional scutes lying on either side of occipital and interparietal scutes or splitting of the latter; (4) net color pattern on the back (in females fuzzy); (5) dominance of gray and light gray color in the coloration of the back of females; (6) white throat and belly. In addition, these subspecies differs by some peculiarities of biology: biotopical preference to coastal pebble conglomerates and a relatively low population size. Probably, the taxon was formed during the Pleistocene. Formation of the coastal plains of Pitsunda Peninsula by alluvial and marine accumulation in the Late Neopleistocene – Holocene divided the area of Myussera lizard into the Gagra and Myussera plots. This area is situated within the Black Sea refuge of Eastern Mediterranean species of herpetofauna.

Keywords: Abkhazia, *Darevskia saxicola* complex, rock lizards, *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из наименее изученных в герпетологическом отношении территорий Кавказа является Абхазия (Западный Кавказ): на ее территории не установлен таксономический статус ряда популяций, не определены границы ареалов многих форм. Это относится и к комплексу *Darevskia saxicola* Eversmann, 1834.

По современным представлениям (Darevsky 1993; MacCulloch et al. 2000; Szczerbak 2003; Ananjeva et al. 2006; Arnold et al. 2007) в объеме комплекса *Darevskia saxicola* описаны пять валидных таксонов: *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834 (= *Darevskia saxicola*), *Lacerta saxicola brauneri* Mehely, 1909 (= *Darevskia brauneri brauneri*), *Lacerta saxicola lindholmi* (Lantz et Cyrén 1936) (= *Darevskia lindholmi*), *Lacerta saxicola darevskii* Szczerbak, 1962 (= *Darevskia brauneri darevskii*) и *Lacerta saxicola szczerbaki* Lukina, 1963 (= *Darevskia brauneri szczerbaki*).

Чаще всего для территории Абхазии указывают номинативный подвид ящерицы Браунера. Так, Мехели (Mehely 1909) включил в типовую серию «*Lacerta saxicola* Var. Brauneri» половозрелую самку из Гагр, хранящуюся в коллекции Кавказского музея (с 1947 г. – Музей Грузии им. Симона Джанашия, г. Тбилиси; № 43–06). К сожалению, он не привел описание этого экземпляра, который в настоящее время, вероятнее всего, утерян. Сатунин (1913) в обзоре фауны амфибий и рептилий Черноморского побережья Кавказа приводит *Lacerta saxicola* var. *brauneri* для территории между Адлером и Романовском (бывшее название Красной Поляны), Романовска, перевала Псеашхо и Гагр. Это в точности повторяет список локалитетов из указанной выше работы Мехели. Аналогичная информация дается и в работах Никольского (1913, 1915).

Щербак (1962) в описании *L. s. darevskii* привел карту основных пунктов находок скальных ящериц на Северном Кавказе и границы ареалов изученных им форм. По его мнению, территорию Абхазии населяет именно этот подвид. Позже он использовал ту же карту, но в тексте для Абхазии указал *L. s. brauneri*, ограничив ареал *L. s. darevskii* Северо-Западным Кавказом (Щербак 1966). Бишоф и Энгельманн (Bischoff and Engelmann 1976) приводят в своем кадастре сборы скальной ящерицы *L. s. brauneri* из Гагр, хранящиеся в Музее г. Магдебург (Германия). В монографии, посвященной Пицундо-Мюссерскому заповеднику (= Пицундо-Мысринский, ПМЗ; создан в 1966 г.), Туниев с соавторами (1987) для этой территории также приводят *L. s. brauneri*.

Подробно вопрос о таксономическом положении скальных ящериц этого комплекса с территории Абхазии рассматривался в работах Барача (1925) и Даревского (1967). Барач описал материал из долины р. Кодор, диагностированный им как «*Lacerta saxicola brauneri* (var.?)». Даревский (1967) включил в монографию «Скальные ящерицы Кавказа» данные по выборкам из «Гагр» и с «мыса Пицунда», определив их как *L. s. brauneri*. При этом на песчаном мысе Пицунда отсутствуют подходящие для скальных ящериц биотопы. Нет сомнений, что данные сборы происходят с прилегающих к мысу береговых обрывов Мюссерской возвышенности. В тексте делается заключение о схожести абхазских береговых популяций, но оговаривается, что «... пицундские ящерицы заметно отличаются более мелкими размерами тела» (Даревский 1967, с. 48). Отметим, что в своей работе Даревский не рассматривал окраску и тип рисунка, а также ряд внешнеморфологических (некоторые признаки щиткования головы) и экологических особенностей ящериц данных популяций. Кроме того, им была обработана только часть особей из «Гагр» и «мыса Пицунда». Эти точки приведены на карте основных местонахождений *L. saxicola* (ibid., рис. 10), но на общей карте ареалов скальных ящериц Кавказа прибрежная территория Абхазии не обозначена как область обитания ни для одного из изученных таксонов (ibid., рис. 64).

В августе 2006 г. и в июле 2008 г. Мильто с соавторами (Milto et al. 2010) на прибрежной территории Лидзаво-Мюссерского участка ПМЗ была собрана серия ящериц (ZISP 24397, 25816–25818), отнесенная к *D. b. szczerbaki* – эндемичному подвиду Краснодарского края России, обитающему на приморских обрывах между г. Анапа и пос. Бжид (Лукина 1963; Туниев и Туниев 2009). Изучение автором данных экземпляров не подтвердило это определение. Кроме того, новые сборы на территории ПМЗ в июле 2010 г. и изучение коллекционного материала, включавшего также ящериц, обработанных ранее Даревским, позволили сделать заключение, что прибрежные популяции *D. brauneri* из ПМЗ и Гагр (сборы Ланца и Хозацкого) не могут быть отнесены ни к

одному из известных подвидов (Доронин 2011). Эколого-морфологическое своеобразие ящериц из рассматриваемых локалитетов говорит об их самостоятельном таксономическом статусе не ниже подвидового.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были изучены 200 экз. ящериц комплекса *Darevskia saxicola* из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ZISP), Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев; NMNH), Сочинского национального парка (Сочи; SNP) и Зоологического музея Ставропольского государственного университета (Ставрополь; ЗМСГУ) (Табл. 1, Рис. 1). Полевые наблюдения проводили на территории Ставропольского и Краснодарского краев, республик Карачаево-Черкесия, Адыгея и Абхазия в 2004 г. и 2008–2010 гг.

При описании внешней морфологии скальных ящериц за основу была взята схема из работы Даревского (1967), дополненная рядом признаков, используемых другими авторами (Туниев и Островских 2006; Arnold et al. 2007). Промеры, мм: L. – длина тела от кончика морды до клоакальной щели; L. cd. – длина нерегенерированного хвоста; L. t. – общая длина тела (L. + L. cd.); Pil. – расстояние от кончика морды до заднего края теменных щитков; Lt. c. – наибольшая ширина головы, измеренная на уровне барабанных щитков; Al. c. – высота головы в районе затылочного щитка. Фолидоз: G. – количество горловых чешуй по линии между серединой воротника и соединением ниж-

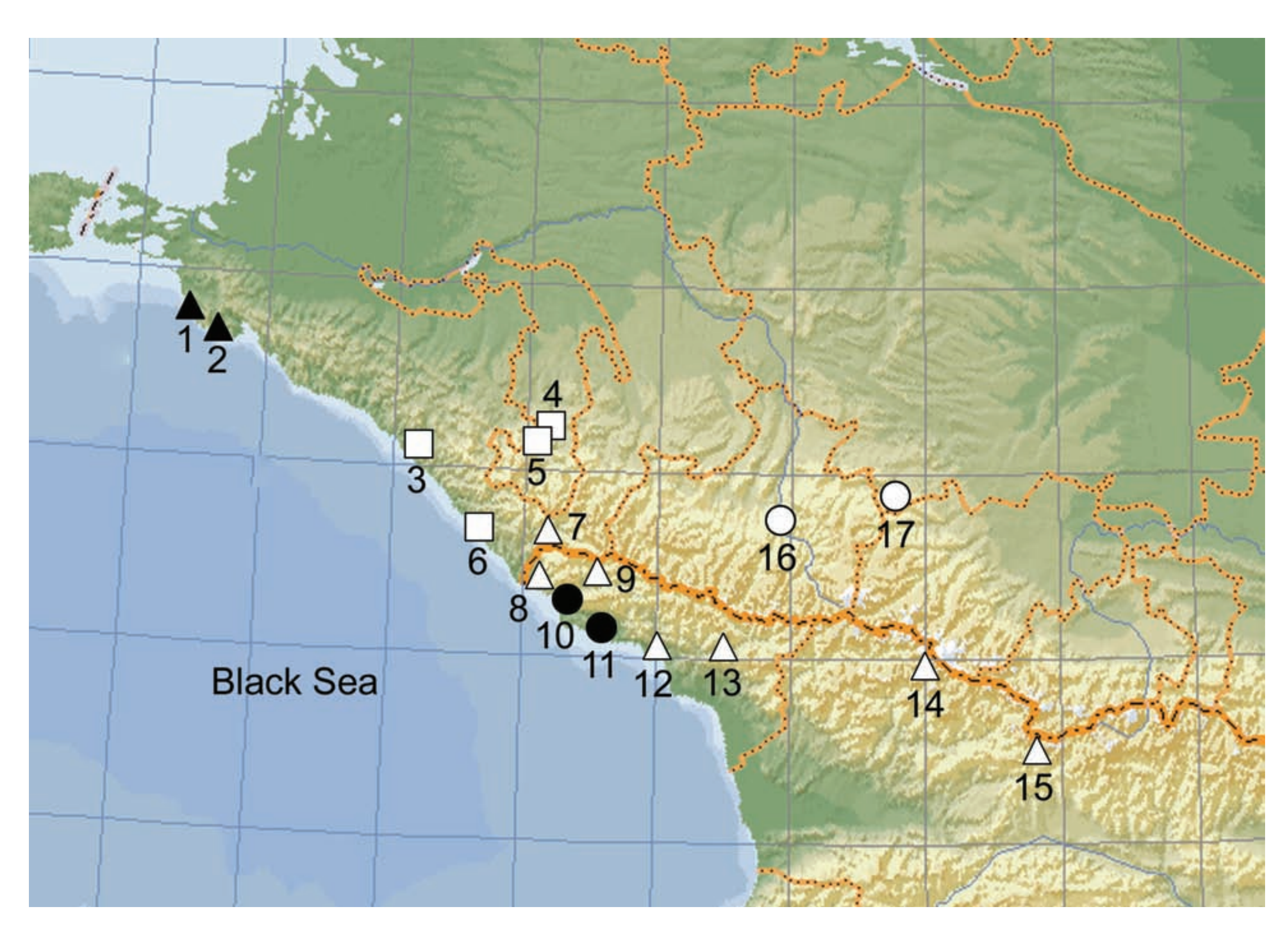


Рис. 1. Пункты сбора экземпляров *Darevskia saxicola* (белый круг), *D. b. brauneri* (белый треугольник), *D. b. darevskii* (белый квадрат), *D. b. szczerbaki* (черный треугольник) и *D. b. myusserica* ssp. nov. (черный круг), использованных в работе.

Fig. 1. Sites of collection of specimens of *Darevskia saxicola* (white circle), *D. b. brauneri* (white triangle), *D. b. darevskii* (white square), *D. b. szczerbaki* (black triangle) and *D. b. myusserica* ssp. nov. (black circle) used in the study.

Таблица 1. Коллекционные экземпляры ящериц комплекса *Darevskia saxicola*, использованные в работе.
Table 1. Specimens of lizards of *Darevskia saxicola* complex, used in this study.

Номер точки на Рис.1 (Number of points on Fig. 1)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
Darevskia brauneri myusserica ssp. nov.					
10	ZISP 17053	1	Абхазия, г. Гагры (Abkhazia, Gagra)	1911	Л.А. Ланц (L.A. Lantz)
	ZISP 17913	10		28.10.1937	Л.И. Хозацкий (L.I. Khosatzky)
11	ZISP 17914	11	Абхазия, Гагрский р-н, приморские обрывы Мюссерской возвышенности (Abkhazia, Gagra District, cliffs of Myussera Upland)	15.06.1937	
	ZISP 17981	3		22.09.1937	
	ZISP 24397	1		08.2006	М.В. Пестов, К.Д. Мильто (M.V. Pestov, K.D. Milto)
	ZISP 25816-25818	3		5–6.07.2008	О.С. Безман-Мосейко (O.S. Bezman-Moseyko)
	ZISP 25964-25971	8		17, 19.07.2010	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
Darevskia brauneri szczerbaki					
2	ZISP 20547	14	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Абрау-Дюрсо, окр. оз. Малый Лиман (= Лиманчик) (Russia, Krasnodar Territory, Novorossiysk, Abrau-Durso, near Malyi Lyman (= Limanchik) Lake)	06–08.1990	А.В. Соколенко (A.V. Sokolenko)
	ZISP 25962, 25963	2		12.07.2010	И.В. Доронин, М.А Доронина (I.V. Doronin, M.A Doronina)
1	ZISP 21773	9	Россия, Краснодарский кр., г. Анапа (Russia, Krasnodar Territory, Anapa)	2, 3.10.2000	К.Д. Мильто, М.Г. Парамонов (K.D. Milto, M.G. Paramonov)
	ZISP 25747-25750	4		14.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A Doronina)
Darevskia brauneri brauneri					
12	ZISP 17066	7	Абхазия, Ясочка близ Сухума (Abkhazia, Yasochka near Sukhum)	7.06.1914	Л.А. Ланц (L.A. Lantz)

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

Номер точки на Рис.1 (Number of points on Fig. 1)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
7	ZISP 17439	14	Россия, Краснодарский кр., Адлерский р-н, окр. пос. Красная Поляна (Russia, Krasnodar Territory, Adler District, near Krasnaya Polyana)	10.07.1961	И.С. Даревский (I.S. Darevsky)
13	ZISP 18380	13	Абхазия, Гулрыпшский р-н, окр. с. Цебельда (=Цабал) (Abkhazia, Gulripsh District, near Tsebelda (= Tsabal) Village)	29.07.1973	
14	ZISP 19307	7	Грузия, Рача-Лечхуми и Квемо-Сванети край, пос. Чихареши (Georgia, Racha-Lechkhumi and Kvemo Svaneti Territory, Chihareshi Village)	9.08.1979	
15	ZISP 19433	10	Южная Осетия, Дзауский р-н, оз. Эрцо (South Ossetia, Dzau District, Ertso Lake)	7.08.1979	
9	ZISP 19492	8	Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица (Abkhazia, Gudauta District, Riza Lake)	29.07.1980	М.А. Бакрадзе (M.A. Bakradze)
12	ZISP 23078, 23088	5	Абхазия, окр. г. Сухум (Abkhazia, near Sukhum)	16.08.1912	Н.С. Дороватовский (N.S. Dorovatovsky)
7	ZISP 25728	3	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, скальные обнажения долины р. Мзымта, район Красной Поляны (Russia, Krasnodar Territory, Adler District, rocky outcrops of Mzymta Valley, near Krasnaya Polyana)	20.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A Doronina)
8	ZISP 25805-25807	3	Абхазия, Гагрский р-н, окр. пос. Гантиади (=Цандрыпш), ущелье р. Хашупса (Abkhazia, Gagra District, near Gantiadi (= Tsandrypsh) Village, gorge of Hashupsa River)	6, 7, 10.10.1977	Л.Я. Боркин (L.J. Borkin)
	ZISP 25815	1	Абхазия, Гагрский р-н, ущелье р. Хашупса, крепость Хашупса (Abkhazia, Gagra District, gorge of Hashupsa River, fortress Hashupsa)	10.10.1977	
9	SNP 1194	7	Абхазия, Гудаутский р-н, ущелье р. Юпшара (=Юпсара) (Abkhazia, Gudauta District, gorge of Yupshara (= Yupsara) River)	25.07.2001	Б.С. Туниев (B.S. Tuniyev)

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

Номер точки на Рис.1 (Number of points on Fig. 1)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
			Darevskia brauneri darevskii		
5	ZISP 20109	11	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, пос. Никель (Russia, Adygea, Maikop District, Nickel Village)	06.1976	Г.П. Лукина (G.P. Lukina)
3	ZISP 25735-25741	7	Россия, Краснодарский край, г. Туапсе (Russia, Krasnodar Territory, Tuapse)	18.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A Doronina)
6	ZISP 25833-25835	3	Россия, Краснодарский край, окр. г. Сочи (Russia, Krasnodar Territory, near Sochi)	1998	Экспедиция ИМБ (expedition of the Institute of Molecular Biology)
4	NMNH Re 1, 1/16, 1/22, 1/31, 1/33,1,62	6	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ст-ца Ходжох (Russia, Adygea, Maikop District, Hodzhoh Village)	7-8.06.1961	Н.Н. Щербак (N.N. Szczerbak)
	ЗМСГУ 2533/R-1000, 2534/R-1001	2	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ущелье р. Руфабго (Russia, Adygea, Maikop District, gorge Rufabgo River)	26.09.2004	И.В. Доронин (I.V. Doronin)
			Darevskia saxicola		
16	ZISP 16912	10	Россия, Карачаево-Черкесия, Карачаевский р-н, пос. Коста Хетагурова (Russia, Karachay-Cherkessia, Karachai District, Costa Khetagurov Village)	8.08.1915	Крыжановский, Богданов-Катьков (Kryzhanovsky, Bogdanov-Kat'kov)
17	ZISP 23563	17	Россия, Ставропольский край, Предгорный р-н, ущелье р. Аликоновка выше пос. Зеленогорский (Russia, Stavropol Territory, Predgornyi District, gorge Alikonovka River, near Zelenogorsk Village)	4.07.2005	К.Ю. Лотиев, К.Д. Мильто (K.J. Lotiev, K.D. Milto)
	ZISP 25729–25732	4	Россия, Ставропольский край, г. Кисловодск, южный отрог хребта Боргустан (Russia, Stavropol Territory, Kislovodsk, southern spur of Borgustan Ridge)	27.07.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A Doronina)

нечелюстных щитков; Sq. – количество спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела; P. fm. – количество бедренных пор (слева – справа); Lab. – количество верхнегубных щитков (слева – справа); F. l. – количество верхнегубных щитков спереди от подглазничного; S. l. – количество нижнегубных щитков (слева – справа); Mas. – наличие и размер центральновисочного щитка; Mas./Tym. – количество чешуй в наиболее узком месте между центральновисочным и барабанным щитками (слева – справа); Sup. gran. – количество гранул между верхнересничными и надглазничными щитками (слева – справа), а также наличие разрывов в их ряду; Supracil. – количество чешуй вдоль края теменного за верхневисочным щитком; Col. – количество увеличенных щитков в горловом «воротнике»; C. an. – количество преанальных щитков в первом ряду; P. an. – количество увеличенных преанальных щитков.

Все промеры выполнялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Изучение фолидоза проведено под стереоскопическим микроскопом МСП-1. Полученные данные обрабатывались статистически с использованием программы Statistica 6.0.

В качестве внешней группы в кластерном анализе использовалась луговая ящерица *Darevskia praticola praticola* (Eversmann, 1834): ZISP 22125, 15 экз., Россия, Ставропольский край, Советский, Георгиевский и Минераловодский р-ны, пойма р. Кума от г. Зеленокумск до г. Минеральные Воды; 2000 г.; Coll.: экспедиция Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН (ИМБ); ZISP 23562, 10 экз., Россия, Ставропольский край, Буденновский р-н, пойма р. Кума в окрестностях с. Орловка, Орловский лес; 30.06.2005; Coll.: К.Ю. Лотиев, К.Д. Мильто.

СИСТЕМАТИКА

Семейство Lacertidae Bonaparte, 1831

Род *Darevskia* Arribas, 1997

Darevskia brauneri myusserica ssp. nov.
(Рис. 2)

Lacerta saxicola Var. Brauneri: Mehely 1909, p. 509 (part.); Сатунин 1913, с. 174 (part.).

Lacerta saxicola brauneri: Никольский 1913, с. 70 (part.); 1915, с. 164 (part.); Терентьев и Чернов 1949, с. 188 (part.); Mertens und Wermuth 1960, p. 137 (part.); Щербак 1966, с. 144 (part.); Даревский 1967, с. 48; Мусхелишвили 1970, с. 211 (part.); Bischoff 1973, p. 408 (part.); Банников и др. 1977, с. 216 (part.); Нерcharacterмедзянов и Бакрадзе 1977, с. 154 (part.); Langerwerf 1978, p. 197 (part.); Туниев и др. 1987, с. 187; Darevsky 1997, p. 258 (part.); Ананьева и др. 1998, с. 388 (part.); Szczerbak 2003, p. 121 (part.); Кузьмин и Семенов 2006, с. 62 (part.).

Lacerta saxicola darevskii: Щербак 1962, с. 1383 (part.); 1966, рис. 42 (part.); Даревский и Ведмедеря 1977, с. 53.

Lacerta saxicola: Даревский и Мусхелишвили 1966, с. 473 (part.); Engelmann et al. 1985, p. 269 (part.); Даревский 1987, с. 90; Darewskij und Scerbak 1993, p. 141 (part.); Маландзия 2002, с. 148 (part.).

Lacerta (*Zootoca*) *saxicola brauneri*: Bischoff and Engelmann 1976, p. 372.

Lacerta (*Apathya*) *saxicola brauneri*: Bischoff 1991, p. 9 (part.).

Darevskia saxicola: Бакрадзе и Чхиквадзе 2001, с. 25 (part.); Дидманидзе и др. 2002, с. 48 (part.).

Lacerta (Darevskia) brauneri: Sindaco and Jeremenko 2008, p. 246 (part.).

Darevskia brauneri brauneri: Bischoff 2003, S. 72 (part.); Ананьева и др. 2004, с. 83 (part.); Ananjeva et al. 2006, p. 81 (part.).

Darevskia brauneri szczerbaki: Milto et al. 2010, p. 106.

Darevskia brauneri ssp.: Доронин 2011, с. 16.

Голотип. ZISP 25964, взрослый самец (Рис. 2), Республика Абхазия, Гудаутский район, Пицундо-Мюссерский заповедник, береговой обрыв в 1.5 км Ю.-В. с. Лидзава (= Лдзаа; 43°9´N 40°25´E); 17 июля 2010;. Coll.: И.В. Доронин, М.А. Доронина.

Holotype. ZISP 25964, adult male (Fig. 2), Republic of Abkhazia, Gudauta District, Pitsunda-Myussera Reserve, the cliff at 1,5 km south-east of the village Lidzava (= Ldzaa; 43°9´N 40°25´E); 17 July 2010; Coll.: I.V. Doronin, M.A. Doronina.

Паратипы. ZISP 24397, взрослая самка, Республика Абхазия, Гудаутский район, Пицундо-Мюссерский заповедник, береговой обрыв в районе устья р. Ряпш (= Ряпша); август 2006; Coll.: М.В. Пестов, К.Д. Мильто; ZISP 25816–25818, 3 взрослых самки, там же; 5–6 июля 2008; Coll.: О.С. Безман-Мосейко; ZISP 25965–25968, 4 взрослых самца, ZISP 25969–25971, 3 взрослых самки, там же, береговой обрыв в 1.5–3 км Ю.-В. с. Лидзава; 17, 19 июля 2010; Coll.: И.В. Доронин, М.А. Доронина.

Paratypes. ZISP 24397, adult female. Republic of Abkhazia, Gudauta District, Pitsunda-Myussera Reserve, coastal cliff near the mouth of the Ryapsh

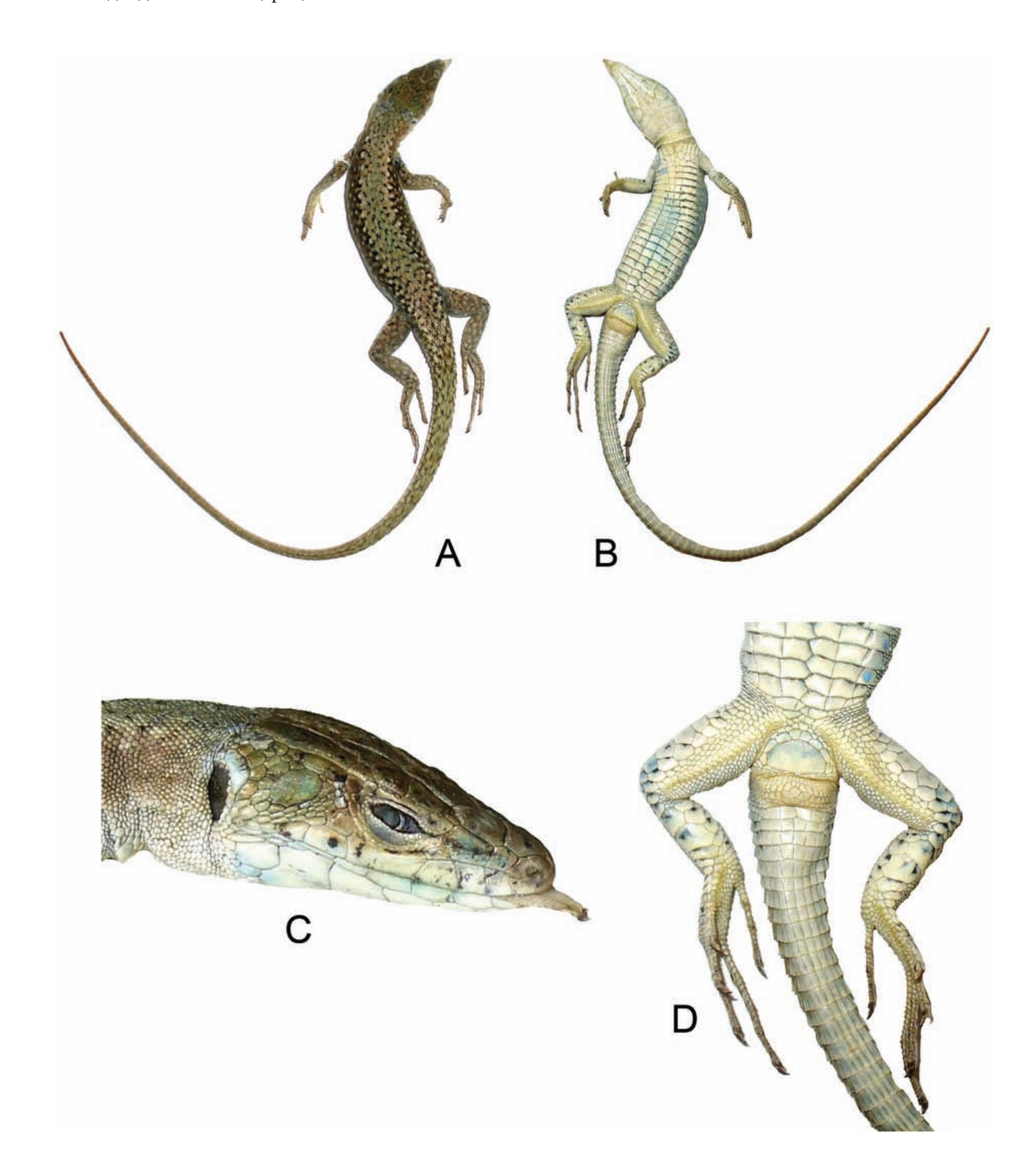


Рис. 2. Голотип *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov. (ZISP 25964): A – вид сверху; B – вид снизу; C – голова, вид справа; D – анальная область.

Fig. 2. Holotype of *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov. (ZISP 25964): A – dorsal view; B – ventral view; C – right lateral view of the head; D – anal region.

(= Ryapsha) River; August 2006; Coll.: M.V. Pestov, K.D. Milto; ZISP 25816–25818, 3 adult females, the same locality data; 5–6 July 2008; Coll.: O.S. Bezman-Moseyko; ZISP 25965-25968, 4 adult males, ZISP 25969–25971, 3 adult females, the same locality data, coastal cliff in 1.5–3 km south-east from Lidzava Village; 17, 19 July 2010; Coll.: I.V. Doronin, M.A. Doronin.

Этимология. Подвидовое название дано по типовой территории – приморские береговые обрывы Мюссерской возвышенности, Пицундо-Мюссерский заповедник.

Примечание. Рекомендуемое русское название нового подвида – мюссерская ящерица.

Etymology. Subspecies name is given according to the type territory – coastal cliffs Myussera Upland, Pitsunda-Myussera Reserve.

Remark. The recommended vernacular names are «Myussera lizard» in English, and «Myusserskaya yascheritsa» in Russian.

Диагноз. Скальная ящерица комплекса *Darevskia saxicola*, диагностируемая по следующей комбинации морфологических признаков: (1) крупный или очень крупный центральновисочный щиток; (2) прерывистый ряд ресничных зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками; (3) наличие дополнительных щитков, лежащих по обе стороны от затылочного и межтеменного щитков, либо дробление последнего; (4) сетчатый рисунок на спине (у самок нечеткий); (5) доминирование у самок серого и светло-серого цвета в окраске дорсальной поверхности тела; (6) белое горло и брюхо.

Diagnosis. Rock lizard of the *Darevskia saxicola* complex, which is diagnosed by the following combination of morphological characters: (1) large or very large masseteris scute; (2) interrupted series of ciliated grains between supraciliar and supraocular scutes; (3) presence of additional scutes lying on either side of occipital and interparietal scutes or splitting of the latter; (4) net color pattern on the back (in females fuzzy); (5) dominance of gray and light gray color in the coloration of the back of females; (6) white throat and belly.

Описание голотипа. Половозрелый самец. Длина туловища от кончика морды до кончика хвоста – 204 мм; длина туловища от конца морды до клоакальной щели – 63 мм; длина от клоакальной щели до кончика хвоста – 141 мм. Расстояние от конца морды до заднего края теменных щитков – 16.3 мм; наибольшая ширина головы на уровне барабанных щитков – 9.7 мм; высота головы в районе затылочного щитка – 6.6. Межчелюстной щиток не касается лобоносового. Шов между предлобными и лобным слабо вогнуты внутрь лобного. Между верхнересничными и надглазничными щитками, разделяя их, с обеих сторон головы расположен неполный ряд из 12 зернышек. Верхний заглазничный щиток не касается теменного. Первый верхневисочный щиток умеренно длинный, тупо обрезанный сзади; позади него по краю теменных щитков располагаются хорошо выраженные задневисочные – 3 слева и 4 справа. Центральновисочный щиток очень крупный с обеих сторон головы. Между ним и барабанным щитком расположено по 2 щитка. Нижнечелюстных, нижнегубных и верхнегубных щитков – по 6 с каждой стороны головы; перед подглазничным – по 4 верхнегубных щитка. От средней линии горла до воротника – 28 чешуй. Воротник состоит из 9 увеличенных щитков. Чешуя туловища гладкая, выпуклая; поперек середины тела в одном ряду расположены 57 чешуй. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с тремя (чаще) или четырьмя туловищными чешуйками, последняя из которых незначительно увеличена. Брюшные и грудные щитки расположены в 24 поперечных ряда. Впереди большого анального щитка симметрично расположен ряд из 8 преанальных щитков. Бедренных пор – 20 слева и 22 справа. На нижней стороне бедер между бедренными порами и наружным рядом увеличенных чешуй располагаются 4 поперечных ряда мелких щитков. Чешуя на верхней стороне голеней незначительно превышает по величине спинную и несет ребрышки. Чешуя передней трети хвоста со слабо выраженными ребрышками, более резкими по бокам.

Прижизненная окраска голотипа. Пилеус светло-коричневый. Сверху голова покрыта мелкими темными крапинками. Основной фон окраски дорсальных поверхностей тела травянисто-зеленый, переходящий в поясничной области в светло-серый цвет. Рисунок выражен слабо. Затылочная полоса, занимающая всю ширину спины, образована мелкими черными пятнышками, более густо расположенными вдоль хребта. Крапчатый рисунок переходит на хвост. Широкие височные полосы слагаются из слившихся друг с другом черных кружков со светлыми центрами.

В области передних конечностей расположенные внутри кружков светлые пятнышки имеют яркий голубой цвет. По верхнему краю височных полос проходит нечеткий ряд светлых глазков. Горло и брюхо окрашены в матово-белый цвет. Крайние брюшные щитки, начиная с середины тела, окрашены (через один) в ярко-голубой цвет. Нижняя поверхность задних конечностей, основания хвоста и анальная область светло-желтые.

Описание паратипов. Значения основных морфологических признаков паратипов (n = 11) приведены в Таблице 2.

Прижизненная окраска паратипов. Пилеус светло-коричневый. Основной фон окраски верхней части тела самцов травянисто-зеленый, светло-зеленый, светло-коричневый; самок – серый, светло-серый. Затылочная полоса у самцов образована мелкими черными пятнышками, часто образующими сетчатый рисунок по всей спине; у самок середину спины покрывает нечеткий сетчатый рисунок. Широкие височные полосы слагаются из слившихся друг с другом черных кружков со светлыми центрами. В области передних конечностей у обоих полов эти пятна имеют голубой цвет. По верхнему краю височных полос проходит нечеткий ряд светлых глазков, сильнее выраженный у самок. Горло и брюхо окрашены в матово-белый цвет. Нижняя поверхность задних конечностей, основания хвоста и анальной области наиболее крупных самцов окрашены в светло-желтый цвет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Замечания по внешней морфологии представителей комплекса *Darevskia saxicola*. Кластерный анализ (метод UPGMA) по совокупности признаков фолидоза показал, что все исследованные таксоны четко разделяются на два кластера, которые представлены *Darevskia saxicola*, с одной стороны, и *D. brauneri*, с другой; *D. b. myusserica* демонстрирует четкую морфологическую обособленность от других подвидов *D. brauneri*, причем наиболее дистантной в кладе *D. brauneri* является *D. b. szczerbaki*, а *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii* показывают минимальные различия (Рис. 3).

Необходимо более детально остановиться на таких важных диагностических признаках фолидоза головы мюссерской ящерицы как наличие разрывов в ряду между верхнересничными и надглазничными щитками (supraciliary granules); дополнительные щитки, лежащие по обе стороны от затылочного и межтеменного щитков, либо дробление последнего (occipital/interparietal); крупный или очень крупный центральновисочный щиток (masseteris). Соотношение встречаемости этих признаков у таксонов комплекса *Darevskia saxicola* на Кавказе значительно различается (Табл. 3). Наименее часто указанные состояния признаков проявляются у *D. saxicola*, а наиболее – у *D. b. myusserica*. Практически идентичными по этим признакам являются *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii*.

Подробно (с привлечением дополнительного материала) морфологическая изменчивость *D. b. myusserica* отражена в Таблице 4. Ее анализ свидетельствует о наличии у мюссерской ящерицы полового диморфизма по размерам тела и головы. Дискриминантный анализ совокупности морфометрических признаков показал, что надежность идентификации особей разного пола у *D. b. myusserica* очень высока и составляет 100% (Рис. 4). В литературе хорошо описана тенденция к усилению полового диморфизма в «островных» популяциях ящериц (Perez-Mellado and Salvador 1988; Roitberg and Smirina 2006; Симонов 2008), что объясняется более сильным половым отбором в изолированных группировках рептилий (Stramps et al. 1997).

Обращает на себя внимание ярко выраженный половой диморфизм и в окраске мюссерской ящерицы по сравнению с ящерицей Браунера и Даревского. Половозрелые особи *D. brauneri* обоих полов имеют достаточно разнообразный набор типов окраски и рисунка, которые могут встречаться в одной популяции. Для *D. b. brauneri* с территории Абхазии (из Рицинского реликтового национального парка) указывают преобладание в окраске бронзово-коричневого либо грязно-зеленого цвета (Туниев 2005). В целом для этих ящериц характерна салатная, травянисто-зеленая, светло-зеленая, голубовато-зеленая, песочная, темно-песочная, коричневато-серая, серовато-коричневая или буровато-серая окраска верхней стороны тела самцов и самок (Даревский 1967; Darevsky 1997; наши данные). *Darevskia b. myusserica* отличается статичностью типа рисунка и окраски, что особенно характерно для самок, расцветка которых наиболее консервативна. Как отмечал Воронцов (1968), пространственная изоляция ограниченных популяций ведет к умень-

Таблица 2. Основные морфологические характеристики паратипов *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

Table 2. The main morphological characters of paratypes of *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

Экземпляры (Specimens)	Признаки (Characters)												
	L. t., мм (mm)	L., мм (mm)	L. cd., мм (mm)	Pil., мм (mm)	Lt. c., мм (mm)	Al. c., мм (mm)	Mas, лев./прав. (left/right)	Mas./Tym., лев./прав. (left/right)	Sup. gran., лев./прав. (left/right)	Supracil., лев./прав. (left/right)	G.	Sq.	P. fm., лев./прав. (left/right)
ZISP 24397 (самка)	179	60	119	13.9	7.5	4.6	++/++	2/2	11/13	3/4	29	57	18/19
ZISP 25816 (самка)	рег.*	62	аут.	13.5	7	4.9	++/++	2/3	10/10	2/3	29	55	20/21
ZISP 25817 (самка)	рег.	54	аут.	13	6.6	4.2	++/+	3/3	14/15	4/4	31	60	20/21
ZISP 25818 (самка)	рег.	56	аут.	12.6	6.4	4	++/++	3/3	11/12	4/4	30	55	18/18
ZISP 25965 (самец)	210**	65	145	16.6	10.5	7	++/++	3/3	12/12	4/3	30	59	21/23
ZISP 25966 (самец)	рег.	67	аут.	16.7	1	7.4	++/++	2/2	8/10	3/2	27	59	21/21
ZISP 25967 (самец)	184	57	127	14.5	8.6	6.2	++/++	1/2	8/8	3/3	30	55	21/22
ZISP 25968 (самец)	166	51	115	13.5	8.2	6	++/++	2/2	13/13	3/4	31	63	23/22
ZISP 25969 (самка)	рег.	51	аут.	12.3	7.4	4.6	+/+	2/2	11/12	3/3	26	55	19/18
ZISP 25970 (самка)	155	49	106	13	7.5	5	(+)/+	2/3	12/13	4/3	26	57	20/21
ZISP 25971 (самка)	рег.	46	аут.	11	6	4.5	+/+	3/3	8/7	4/4	30	60	20/21

Примечание: * – хвост регенерирован; ** – хвост раздвоен после неполной аутотомии; ++ – очень крупный, + – крупный центральновисочный щиток, (+) – средний центральновисочный щиток.

Note: * – tail after regeneration; ** – tail is bifurcated after incomplete regeneration; + – massetericum is very large; + – massetericum is large; (+) – massetericum is average.

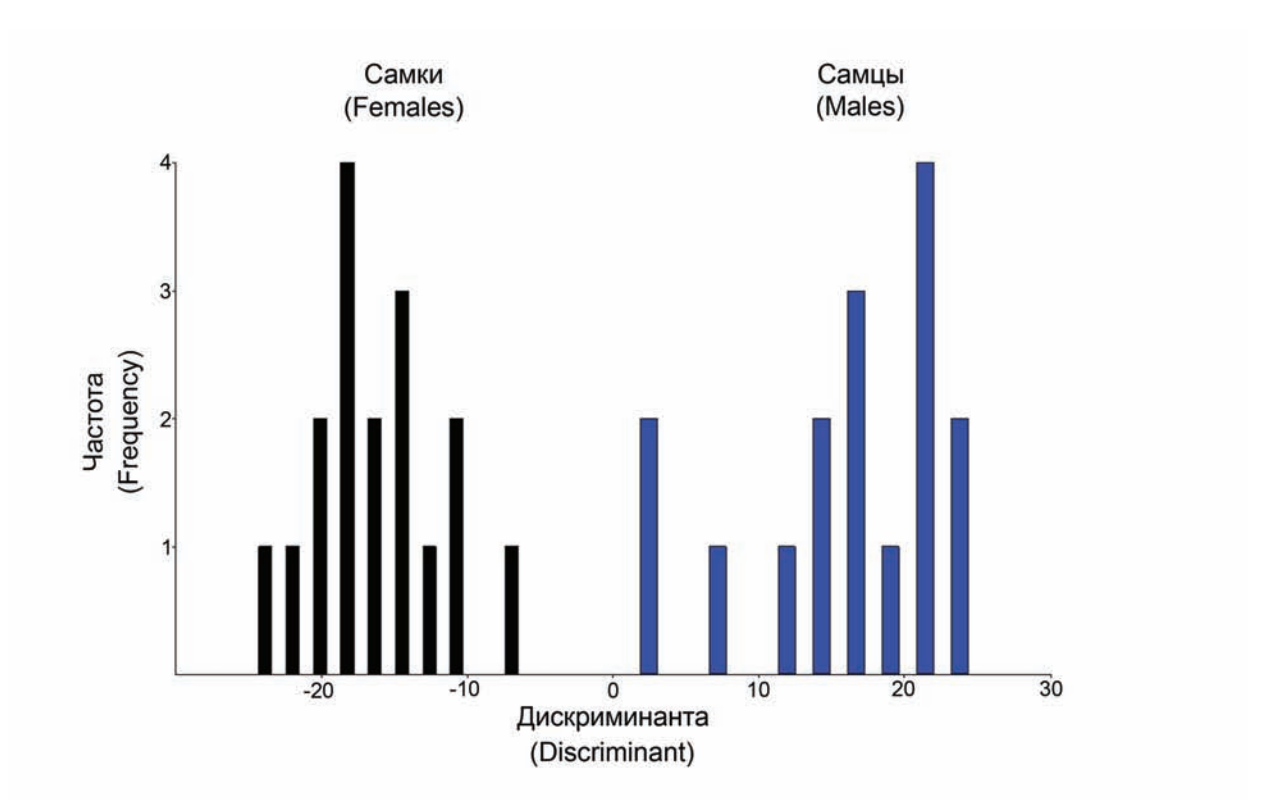


Рис. 3. Идентификация особей разного пола *Darevskia brauneri myusserica* при дискриминантном анализе совокупности морфометрических признаков.

Fig. 3. Identification of individuals of different sexes of *Darevskia brauneri myusserica* in the discriminant analysis of morphometric characters.

Таблица 3. Встречаемость (%) некоторых меристических признаков фолидоза у пяти таксонов комплекса *Darevskia saxicola* Кавказа.

Table 3. Occurrence (%) of some meristic features pholidosis in five taxa of the *Darevskia saxicola* complex of the Caucasus.

Признаки (Characters)	Таксоны (Taxa)				
	D. saxicola (n = 31)	*D. b. brauneri* (n = 78)	*D. b. darevskii* (n = 29)	*D. b. szczerbaki* (n = 29)	*D. b. myusserica* (n = 33)
Masseteris	9.6	35.8	34.4	17.2	81.8
Supraciliary granules	3.2	24.3	31.03	10.3	51.5
Occipital/interparietal	0	3.8	3.4	6.8	30.3

шению их гетерогенности и при прочих равных условиях сужает диапазон изменчивости. Этот же автор отмечал мономорфизм в популяциях-изолятах ряда видов грызунов в горах Средней Азии (Воронцов 1983).

Биотопическая приуроченность *Darevskia brauneri myusserica*. Популяция *D. b. myusserica* обнаружена в центральной части Черноморского побережья Кавказа, на Мюссерской (= Каваклукской) возвышенности. Эта возвышенность отделена от южных склонов Бзыбского и Гагрского хребтов широкой ложбиной – Калдахварским коридором. Низкогорный холмисто-грядовый рельеф возвышенности с высотами 250–270 м выработан на миоцен-плиоценовых отложениях. Ее южный склон плавно снижается до отметок

Таблица 4. Статистические показатели морфометрических признаков половозрелых самцов и самок *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

Table 4. Statistical indicators of morphometric characters of adult males and females *Darevskia brauneri myusserica* ssp. nov.

Признаки (Characters)	Самцы (Male)		Самки (Female)		t	p
	n	M±m (min-max)	n	M±m (min–max)		
L. t.	6	192.0±6.55 (166–210)	2	167.0±12.00 (155–179)	−1.889	0.107
L.	17	59.52±1.06 (51–67)	16	56.43±1.31 (46–63)	−1.834	0.076
L. cd.	6	133.0±4.56 (115–145)	2	112.50±6.50 (106–119)	−2.307	0.060
L. cd./L	6	22.50±0.16 (22.2–23.3)	2	20.70±0.90 (19.8–21.6)	−3.457	0.013
Pil.	17	15.32±0.26 (13.5–17)	16	12.98±0.19 (11–13.9)	−7.005	0
Lt. c.	17	9.15±0.19 (8–10.5)	16	7.33±0.15 (6–8.2)	−7.355	0
Al. c.	17	6.04±0.20 (4.6–7.4)	16	4.86±0.12 (4–5.7)	−4.895	0
G.	17	28.47±0.34 (26–31)	16	28.93±0.45 (26–31)	0.828	0.413
Sq.	17	58.41±0.67 (54–63)	16	58.43±0.80 (54–64)	0.024	0.980
P. fm. лев. (left)	17	19.35±0.41 1(6–23)	16	19.06±0.32 (17–21)	−0.544	0.590
P. fm. прав. (right)	17	19.88±0.49 (16–23)	16	19.25±0.45 (16–22)	−0.935	0.356
Lab. лев. (left)	17	6.05±0.05 (6–7)	16	6.18±0.10 (6–7)	1.119	0.272
Lab. прав. (right)	17	6.05±0.05 (6–7)	16	6.06±0.11 (5–7)	0.029	0.976
F. l. лев. (left)	17	4.05±0.05 (4–5)	16	4.18±0.10 (4–5)	1.119	0.271
F. l. прав. (right)	17	4.05±0.05 (4–5)	16	4.06±0.11 (3–5)	0.029	0.976
S. l. лев. (left)	17	6	16	6.06±0.06 (6–7)	1.031	0.310
S. l. прав. (right)	17	6	16	6	–	–
Mas./Tym. лев. (left)	17	2.29±0.22 (1–4)	16	2.50±0.18 (1–4)	0.709	0.483
Mas./Tym. прав. (right)	17	2.47±0.21 (1–4)	16	2.93±0.24 (1–5)	1.431	0.162
Sup. gran. лев. (left)	17	10.52±0.51 (7–13)	16	11.00±0.46 (8–14)	0.674	0.504
Sup. gran. прав. (right)	17	11.11±0.47 (8–14)	16	11.50±0.50 (7–15)	0.549	0.586
Supracil. лев. (left)	17	3.11±0.16 (2–4)	16	3.31±0.15 (2–4)	0.857	0.397
Supracil. прав. (right)	17	3.11±0.18 (2–4)	16	3.43±0.12 (3–4)	1.381	0.177
Col.	17	8.41±0.30 (6–10)	16	8.31±0.31 (6–11)	−0.225	0.823
C. an.	17	8.82±0.31 (6–12)	16	8.50±0.30 (6–10)	−0.742	0.463
P. an.	17	1.29±0.23 (0–3)	16	0.87±0.25 (0–2)	−1.197	0.240

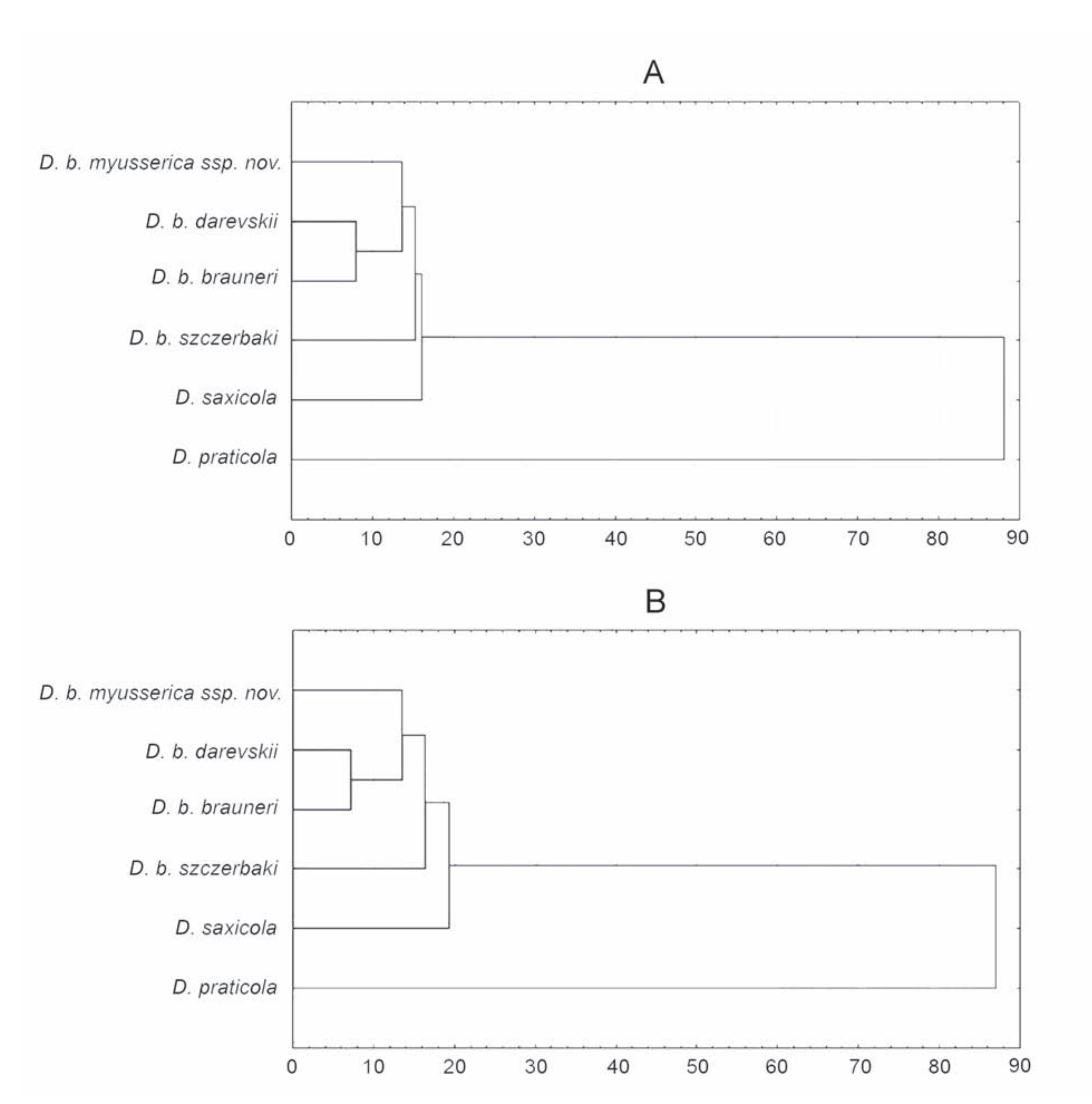


Рис. 4. Результаты кластерного анализа (метод UPGMA) таксонов скальных ящериц комплекса *Darevskia saxicola* по совокупности признаков фолидоза: A – самцы, B – самки.

Fig. 4. Results of cluster analysis (UPGMA method) of taxa of rock lizards of *Darevskia saxicola* complex based on features of pholidosis: A – males, B – females.

40–60 м и завершается резко выраженным в рельефе уступом. Береговые обрывы сформированы абразией и сложены конгломератами. Именно узкая полоса обрывистого побережья является биотопом мюссерской ящерицы (Рис. 5).

Мюссерская возвышенность и прилегающая к ней территория расположены в зоне влажного теплого субтропического климата, на формирование которого существенное влияние оказывают Черное море и горы Большого Кавказа, преграждающие доступ холодным воздушным массам с севера и востока. Среднегодовая температура воздуха составляет 14.9 °C. Многолетняя среднемесячная температура самого холодного месяца



Рис. 5. Береговые обрывы Мюссерской возвышенности в Пицундо-Мюссерском заповеднике – типовая территория *Darevskia brauneri myusserica*.

Fig. 5. Coastal cliffs of Myussera Upland, Pitsunda-Myussera Reserve – type locality of *Darevskia brauneri myusserica*.

(января) колеблется от 1.5 до 10.7 °С, самого теплого месяца (августа) – от 21.6 до 26.8 °С. Изотерма 3500° – сумма температур воздуха за период с устойчивой средней суточной температурой выше 15 °С, охватывает территорию побережья от района Гагр до Гулрыпщ. Рассматриваемая территория также характеризуется максимальной продолжительностью безморозного периода – 300 дней и более. Снежный покров неустойчив и формируется не ежегодно. Среднегодовое количество осадков в прибрежной полосе Абхазии составляет около 1500 мм, что значительно меньше по сравнению с прибрежной полосой Колхидской равнины и Аджарии. Количество осадков по сезонам варьирует незначительно, но наибольшее их количество выпадает в осенне-зимние месяцы (Атлас Грузинской ССР 1964).

Растительность береговых обрывов Мюссерской возвышенности с элементами маквиса состоит преимущественно из средиземноморских видов: *Erica arborea*, *Arbutus andrachne*, *Cistus tauricus*, *C. salviifolius*, *Euphorbia paralias*, *Calystegia soldanella*, *Crithmum maritimum*, *Pancratium maritimum*, *Cytinus rubra* и др. средиземноморские ксерофитные и маритимальные виды (Колаковский и Яброва-Колаковская 1981; Чиковани и др. 1990; наши данные). К береговому уступу примыкает нагорная дубрава из *Quercus iberica* с подлеском из *E. arborea* и кустарниковым ярусом из *Rhododendron luteum*. Особого внимания из перечисленных видов заслуживают *Erica arborea* и *Arbutus andrachne*. *Erica arborea* – элемент третично-реликтовой гемиксерофильной флоры средиземноморской области. Самая восточная часть его фрагментарного ареала находится в Абхазии именно на Мюссерской возвышенности. *Arbutus andrachne* – третичный реликт. Его ископаемые остатки в Абхазии известны с верхнего плиоцена. Помимо Мюссерской возвышенности, популяции земляничного дерева красного (или землянични-

ка мелкоплодного) известны с отрогов Гагрского хребта, спускающегося в ущелье р. Бзыбь (Колаковский и Яброва-Колаковская 1981), а также в Гегском ущелье (Туниев, личн. сообщ, 2011 г.).

В качестве индикатора обитания *D. b. myusserica* на прибрежной территории Мюссерского участка заповедника выступает папоротник *Adiantum capillus-veneris* (для ПМЗ – это очень редкий вид), произрастающий на влажных, сочащихся водой скалах.

Распространение и состояние популяций *Darevskia brauneri myusserica*. Полевые исследования на побережье Мюссерской возвышенности позволили выявить подходящие для *D. b. myusserica* биотопы на участке протяженностью около 10.5 км от пос. Лидзава до с. Амбара. Эта территория практически полностью входит в состав ПМЗ. В настоящее время автор не располагает сведениями о состоянии популяции *D. b. myusserica* на территории Гагр. Возможно, она сохранилась в районе «Петушка», где Гагрский карниз образует береговой обрыв и (или) на побережье у пос. Колхида (=Псахара). Вероятнее всего, что именно на этой территории Хозацким в 1937 г. была собрана серия ящериц с этикеткой «Гагра» (ZISP 17913).

Darevskia brauneri – один из самый многочисленных видов ящериц Западного Кавказа. Для ее популяций свойственна высокая плотность населения. Например, 18 августа 2009 г. на территории г. Туапсе в Сочинской щели автором было учтено 67 экз./1 км; 20 августа 2009 г. на скальных выходах в долине реки Мзымта в районе Эсто-Садок – 32 экз./300 м. Для южной части Кавказского биосферного заповедника Туниев приводит до 500 экз./1 км маршрута (Туниев 1983). Однако плотность населения *D. b. myusserica* по результатам полевых исследований заметно ниже: 17–19 июля 2010 г. нами было отмечено 13–21 экз./3 км. По данным Мильто (личн. сообщ, 2010 г.), в августе 2006 г. на том же маршруте учитывали не более 10 экз. Аналогичная ситуация наблюдается и в популяциях *D. b. szczerbaki*, также обитающих в прибрежной зоне на береговых обрывах: 12–14 августа 2009 г. на территории г. Анапа учитывали 3–25 экз./2 км; 12 июля 2010 г. от оз. Малый Лиман (= Лиманчик) до пос. Южная Озереевка – 8 экз./3 км. Этот факт можно объяснить расположением популяций с высокими показателями численности в географическом центре видового ареала с комплексом оптимальных биотопических условий, тогда как популяции *D. b. myusserica* и *D. b. szczerbaki* располагаются на периферии ареала в достаточно неблагоприятных условиях.

Естественным фактором, лимитирующим численность мюссерской ящерицы, выступает неустойчивость субстрата, его постоянное обрушение, как под воздействием волновой абразии, так и при сильных ливневых дождях. Последнее отмечалось 18 июля 2010 г. В целом, обитание *D. b. myusserica* в Лидзавском участке ПМЗ на конгломератах является уникальной для вида особенностью: этого не наблюдается в других береговых приморских популяциях *D. brauneri*. Интересно отметить, что при изучении биотопической приуроченности другого представителя комплекса *Darevskia saxicola* – *D. lindholmi* в условиях дефицита влаги на известняках отмечалась значительно большая плотность населения ящериц, нежели на конгломератах (Кукушкин 2009).

Возрастающая рекреационная нагрузка и отсутствие строгой охраны прибрежной территории ПМЗ ведет к сокращению численности ящериц. Так, автором отмечены факты отлова животных туристами. Но наибольшую угрозу для узкоареальной формы создает промышленная добыча песчано-гравийной смеси и застройка береговой линии с бетонированием приморских обрывов. Это уже произошло в районе пляжа пос. Лидзавы.

Как узкоареальный, эндемичный таксон *D. b. myusserica* подлежит охране. Его следует включить в готовящуюся Красную книгу Республики Абхазия. По последней версии категорий и критериев МСОП (2001) мюссерской ящерице должна быть присвоена категория редлистинга Vulnerable (VU) – уязвимый, критерий B2ab(iii), т.к. по имеющейся информации ареал таксона фрагментирован, и его общая площадь составляет менее 2000 км². Не потеряло актуальности предложение Туниева (1991) о создании Гагринского природного заповедника (от р. Псоу и пос. Сальме на северо-западе до нижнего течения р. Бзыбь на юго-востоке, включая узкие ущелья южного склона Гагрского хребта) и увеличении площади ПМЗ. Это будет способствовать сохранению уникального восточно-средиземноморского герпетокомплекса, включая и мюссерскую ящерицу.

Палео- и зоогеографические данные о генезисе комплекса *Darevskia saxicola*. Считается, что проникновение средиземноморских элемен-

тов герпетофауны, включая вид, предковый для комплекса *Darevskia saxicola*, на территорию Западного Кавказа происходило в период существования сухопутной связи между Малой Азией и Балканами, то есть либо в среднем миоцене, либо в среднем и верхнем плиоцене (Даревский 1967; Мусхелишвили 1970). Центром формирования комплекса *Darevskia saxicola* считают южные районы Колхиды, где сохранился вид скальной ящерицы, наиболее близкий к предковой форме по эколого-морфологическим данным – *Darevskia dryada* (Darevsky et Tuniyev, 1997).

По мнению Даревского (1967), ареал *D. b. brauneri* располагается в границах «реликтовой территории» – Абхазии. В эпохи четвертичных оледенений на южном склоне Большого Кавказа сохранялись благоприятные условия для обитания скальных ящериц – в частности, на обращенных к морю склонах Гагрского и Бзыбского хребтов, а также на самом побережье. Сформировавшиеся здесь рефугиумы средиземноморской флоры практически не испытывали губительного влияния пульсации ледникового покрова высокогорий Кавказа в плейстоцене – голоцене. Хотя только на протяжении голоцена растительная поясность на территории Абхазии претерпела не менее 11 вертикальных подвижек, верхняя граница леса не опускалась ниже 1000 м над уровнем моря (Квавадзе и Рухадзе 1989).

Предположительно генезис *D. b. myusserica* протекал в условиях плейстоценового оледенения. На первом этапе произошло сокращение ареала *D. brauneri* в Абхазии до локальных рефугиумов на южных склонах Гагрского и Бзыбского хребтов и на Мюссерской возвышенности. Накопление оригинальных признаков в условиях приморского рефугиума, располагавшегося вдоль единой береговой дуги морского залива на протяжении от Гагр до района Калдахвары и далее на юг, обусловило становление морфологически четко обособленной формы. Формирование приморской равнины п-ва Пицунда на конусе выноса р. Бзыбь за счет аллювиальной и морской аккумуляции, проходившей в позднем неоплейстоцене – голоцене (Балабанов и Островский 1979; Балабанов и др. 1981), привело к разделению некогда единого ареала мюссерской ящерицы на гагрский и мюссерский участки. Голоценовое потепление, начавшееся 11.5 тысяч лет назад, обусловило, во-первых, выход *D. brauneri* из абхазского рефугиума и частичное восстановление доплейстоценового ареала, во-вторых, изоляцию прибрежных популяций.

Данный сценарий согласуется с представлениями о четвертичных изменениях состава и пространственного распределения герпетофауны Кавказа и становлении ее отдельных представителей (Туниев 1994; Туниев и др. 2009). Следует отметить, что максимально сухие периоды голоцена повлияли на микроэволюционные процессы и у других видов амфибий и рептилий данной территории. В качестве примера можно привести проявления меланизма у *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831) из района Нового Афона в Абхазии и Адлерского района Сочи (Маймин и Орлов 1977; Туниев и др. 2009) и неотению у *Lissotriton vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914) в окрестностях пос. Лидзава (Рудик 1989).

При обсуждении вариантов генезиса *D. b. myusserica* и других подвидов *D. brauneri*, Туниевым была предложена альтернативная гипотеза: в плиоцене по единому морскому клифу от района Анапы до р. Ингур был распространен общий для *D. b. myusserica* и *D. b. szczerbaki* предок, дивергировавший в условиях приморских субсредиземноморских ландшафтов от предка остальных подвидов *D. brauneri*. Плейстоценовые изменения климата привело к отмиранию клифа от Туапсе до Адлера и от восточной оконечности Каваклукской возвышенности и далее к юго-востоку с образованием Имеретинской, Пицундской, Скурчинской и Колхидской (Рионской) низменностей. Уже в условиях значительной микроклиматической (и даже мезоклиматической) и биотопической разницы северо-западного Закавказья в районе Анапы – Туапсе (северный вариант субсредиземноморья с активным скальным морским клифом) и Западного Закавказья в районе Гагры – Калдахвара (средиземноморье с конгломератным клифом) привели к становлению двух различных таксонов.

Вероятно, расселение *D. brauneri* на Северный и Северо-Западный Кавказ в голоцене могло проходить по приморской территории, как это, к примеру, показано в работе Гречко с соавторами (Grechko et al. 2006). Однако наличие на Главном Кавказском хребте перевалов и современное обитание скальных ящериц на них и в близко расположенных локалитетах по обе стороны хребта говорят о проникновения представителей комплекса *Darevskia saxicola* на северный макросклон

с юга непосредственно через хребет. В качестве примера можно привести *D. saxicola*, пойманную 20 мая 1975 г. на Клухорском перевале (NMNH SR 1298/9873–9877). В период голоценовой аридизации климата на Главном Кавказском хребте верхняя граница леса могла проходить выше отметок перевалов, высота которых составляет в среднем 2000 м над уровнем моря. Косвенное подтверждение этой гипотезы можно найти при анализе флоры бассейна р. Большая Лаба на территории Карачаево-Черкесии. Так, Шильников (2008) считает, что проникновение и распространение в данном районе элементов колхидской флоры следует относить к эпохе иссушения аридизации климата в голоцене. Об этом свидетельствует неравномерное распространение видов по территории бассейна Большой Лабы. Часть видов растений встречается исключительно в верхнем течении Большой Лабы, на участке до Скалистого хребта. В их числе *Quercus hartwissiana*, *Hedera colchica*, *Laurocerasus officinalis*, *Rhododendron ponticum*, *Scopolia caucasica*, которые могли проникнуть непосредственно из Закавказья (из бассейна р. Бзыбь). Данные виды отсутствуют в среднем и нижнем течении Большой Лабы, что свидетельствует о невозможности их проникновения в высокогорную часть непосредственно с севера.

В целом анализ батрахо- и герпетофауны ПМЗ свидетельствует о наличии на его территории деривата древнего Балкано-Крымско-Кавказского региона, который в настоящее время может рассматриваться в качестве Черноморского рефугиума восточно-средиземноморских видов (Туниев и др. 1987; Tuniyev 1995). Этого же мнения придерживается и Рудик (1989). Ядро современной герпетофауны Гагра-Ново-Афонского района составляют именно восточно-средиземноморские формы: *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775), *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920, *Darevskia praticola pontica* (Lantz et Cyren, 1919), *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), *P. najadum*, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768), *Hierophis caspius* (Gmelin, 1779). К этому списку необходимо добавить *Lacerta strigata* Eichwald, 1831, реликтовая популяция которой была найдена на Пицундском полуострове (Рудик 1986); Пестов с соавторами (2009) считают мюссерскую популяцию *T. graeca nikolskii* древним изолятом.

Анализируя вышесказанное можно сделать вывод, что *D. b. myusserica* является экологическим и зоогеографическим эквивалентом *D. b. szczerbaki*.

С учетом периферического положения и аллопатричности ареала *D. b. myusserica* является перспективным объектом для дальнейших молекулярно-генетических и кариологических исследований. Вероятно, в данном случае мы имеем дело с процессом, когда уменьшение полиморфизма и сбалансированности гетерозигот снижает генетический гомеостаз и их эволюционную инертность (Кайданов 1996; Ивантер 2010). Таким образом, мюссерская ящерица может выступать моделью для исследования адаптивного и рефугиального формообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражают глубокую благодарность Н.Б. Ананьевой и Б.С. Туниеву за руководство и всестороннюю помощь; К.Ю. Лотиеву, Г.П. Лукиной, А.В. Барабанову, Л.Я. Боркину, И.Г. Данилову, О.В. Кукушкину, С.Н. Литвинчуку, К.Д. Мильто и Н.Л. Орлову за внимание к работе; Л.Л. Войта и Н.Е. Шевченко за техническую помощь; Е.М. Писанцу, И.Б. Доценко, В.И. Радченко и Л.П. Ермолиной за возможность обработки герпетологических коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Зоологического музея Ставропольского государственного университета; И.Б. Доценко и В.Ф. Орловой за критическое прочтение рукописи и ценные замечания; М.А. Дорониной за поддержку на всех этапах работы. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ 4724.2010.4) и гранта РФФИ (08-04-00041-а). Исследование было проведено при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С. и Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. ABF, Москва, 574 с.

Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А. и Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 232 с.

Атлас Грузинской Советской Социалистической Республики. 1964. Главное управление геодезии и картографии Государственного геологического комитета СССР, Тбилиси–Москва, 271 с.

Бакрадзе М.А. и Чхикваде В.М. 2001. Список герпетофауны Грузии. Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино–Москва: 24–25.

Балабанов И.П., Квирквелия Б.Д. и Островский А.Б. 1981. Новейшая история формирования инженерно-геологических условий и долгосрочный прогноз развития береговой зоны полуострова Пицунда. Мецниереба, Тбилиси, 202 с.

Балабанов И.П. и Островский А.Б. 1979. Некоторые особенности развития подводных «каньонов» юго-западного побережья полуострова Пицунда в позднечетвертичное время. *Океанология*, **19**(5): 864–868.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К. и Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Просвещение, Москва, 415 с.

Барач Г.П. 1925. К герпетологии Абхазии. *Известия Абхазского научного общества*, **1**: 172–179.

Воронцов Н.Н. 1968. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов. *Проблемы эволюции*, **1**: 202–207.

Воронцов Н.Н. 2004. Генетика и география. В кн.: Е.А. Ляпунова (Отв. ред.). Воронцов Н.Н. Эволюция. Видообразование. Система органического мира. (Избранные труды). Наука, Москва: 153–178.

Даревский И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Наука, Ленинград, 214 с.

Даревский И.С. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа. В кн.: И.С. Даревский и В.Г. Кревер (Ред.). Амфибии и рептилии заповедных территорий. Сборник научных трудов. Центральная научно-исследовательская лаборатория охотничьего хозяйства и заповедников Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР, Москва: 85–101.

Даревский И.С. и Ведмедеря В.И. 1977. Новый вид скальных ящериц группы *Lacerta saxicola* Eversmann из северо-восточной Турции и сопредельной территории Аджарии. *Труды Зоологического института АН СССР*, **74**: 50–54.

Даревский И.С. и Мусхелишвили Т.А. 1966. Ареалы различных подвидовых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в Восточной и Южной Грузии. *Сообщения Академии наук Грузинской ССР*, **43**(2): 473–480.

Дидманидзе Э.А., Схиртладзе И.А., Нинуа Н.Ш., Гургенидзе Л.Н. и Чхиквадзе В.М. 2002. О некоторых эндемичных, редких и исчезающих видах фауны Грузии: Новые ориентиры к решению проблемы. Сатула, Тбилиси: 65 с.

Доронин И.В. 2011. К вопросу о систематике и распространении ящериц комплекса (complex) *Darevskia saxicola*. Отчетная научная сессия по итогам работы 2010 г. Тезисы докладов (12–14 апреля 2011). Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург: 16–17.

Ивантер Э.В. 2010. Периферические популяции политипического вида как форпост микроэволюционного процесса. Чарльз Дарвин и современная наука. Тезисы международных научных конференций «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009, Санкт-Петербург). Нестор-История, Санкт-Петербург: 277–281.

Кайданов Л.З. 1996. Генетика популяций: учебник для биологических, медицинских и сельскохозяйственных специальностей вузов. Высшая школа, Москва, 320 с.

Кукушкин О.В. 2009. О некоторых закономерностях в распространении ящерицы Линдгольма (Sauria, Lacertidae) на юго-восточном побережье Крыма. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*, **18**(1): 68–75.

Лукина Г.П. 1963. Систематическое положение и биология скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann на северо-западной границе ареала вида в пределах Кавказа. *Известия Академии наук Азербайджанской ССР. Серия биологических и медицинских наук*, **6**: 53–61.

Маймин М.Ю. и Орлов Н.Л. 1977. О трех случаях меланизма у чешуйчатых рептилий. Вопросы герпетологии: Автореферат докладов 4 Всесоюзной герпетологической конференции (1–3 февраля 1977, Ленинград). Наука, Ленинград: 141.

Маландзия В.И. 2002. Разнообразие фауны наземных позвоночных животных Абхазии и пути его сохранения. Биологическое разнообразие Кавказа. Труды II региональной конференции (18–23 сентября 2001, Сухум). Сухум: 140–153.

Мусхелишвили Т.А. 1970. Возможные пути проникновения пресмыкающихся на территорию Грузии и некоторые характерные особенности их распространения. *Сообщения Академии наук Грузинской ССР*, **58**(1): 473–480.

Негмедзянов В.А. и Бакрадзе М.А. 1977. К герпетофауне Колхиды. Вопросы герпетологии. Автореферат докладов 4 Всесоюзной герпетологической конференции (1–3 февраля 1977, Ленинград). Наука, Ленинград: 153–155.

Никольский А.М. 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasica). Издательство Кавказского музея, Тифлис, 272 с.

Никольский А.М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria. Фауна России и сопредельных стран. Императорская Академия наук, Петроград, 534 с.

Пестов М.В., Маландзия В.И., Мильто К.Д., Дбар Р.С. и Пестов Г.М. 2009. Средиземноморская черепаха Никольского (*Testudo graeca nikolskii*) в Абхазии. *Современная герпетология*, **9**(1/2): 41–51.

Ростомбеков В.Н. 1939. К герпетофауне Абхазии. Материалы к фауне Абхазии. Академия Наук СССР. Грузинский филиал, Тбилиси: 117–121.

Рудик А.М. 1987. О находке полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eichwald) на Черноморском побережье Кавказа. *Труды Зоологического института АН СССР*, **158**: 187–188.

Рудик А.М. 1989. Новые герпетологические находки на Кавказе. Вопросы герпетологии. Седьмая Всесоюзная герпетологическая конференция (26–29 сентября 1989, Киев). Автореферат докладов. Наукова думка, Киев: 213–214.

Сатунин К.А. 1913. Пресмыкающиеся и Земноводные. – Reptilia et Amphibia. Фауна Черноморского Побережья Кавказа (Fauna Littoris Orientalis Ponti Euxini). *Труды Общества изучения Черноморского побережья*, **2**: 169–178.

Симонов Е.П. 2008. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири. *Современная герпетология*, **8**(1): 39–49.

Терентьев П.В. и Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е издание. Советская наука, Москва, 340 с.

Туниев Б.С. 1983. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника. В кн.: Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа. Ленинград: 84–94.

Туниев Б.С. 1991. Современное состояние и перспективы охраны герпетофауны Черноморского побережья Кавказа. В кн.: Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья (Сборник материалов). Ч. 2. Краснодар: 238–241.

Туниев Б.С. 1994. О четвертичных изменениях состава и распределения герпетофауны Северо-Западного Кавказа. В кн.: Итоги и перспективы экологического мониторинга в заповедниках. Материалы научной конференции, посвященной 70-летию организации Кавказского заповедника. Сочи: 170–173.

Туниев Б.С. 2005. Герпетофауна Рицинского реликтового национального парка. В кн.: Рицинский реликтовый национальный парк. Проспект, Сочи: 95–105.

Туниев Б.С., Какулей Г.А. и Шалибашвили Г.К. 1987. Животный мир. В кн.: С.М. Бебия (Ред.). Пицундо-Мюссерский заповедник. Агропромиздат, Москва: 109–122.

Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б. и Агасян А.Л. 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург–Москва, 223 с.

Туниев Б.С. и Туниев С.Б. 2007. Ящерица Щербака *Darevskia brauneri szczerbaki* (Lukina, 1963). В кн.: А.С. Замотайлов (Науч. ред.). Красная книга Краснодарского края (животные). Центр развития ПТР Краснодарского края, Краснодар: 345–346.

Туниев С.Б. и Островских С.В. 2004. Внутривидовая систематика и географическая изменчивость артвинской ящерицы – *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) на северо-западе ареала. *Современная герпетология*, **5/6**: 71–92.

Чиковани Т.Г., Сыроечковский Е.Е. и Шалибашвили Г.К. 1990. Пицундо-Мюссерский заповедник. В кн. В.Е. Соколов и Е.Е. Сыроечковский (Ред.). Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. Мысль, Москва: 101–117.

Шильников Д.С. 2008. Флора бассейна реки Большая Лаба и её анализ. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, 21 с.

Щербак Н.Н. 1962. О систематике скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) Крыма и Северного Кавказа. *Зоологический журнал*, **41**(9): 1374–1385.

Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia Taurica. Наукова думка, Киев, 240 с.

Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A. and Barabanov A.V. 2006. The Reptiles of Northern Eurasia. Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status. (*Pensoft Series Faunistica*, **47**), Sofia, 245 p.

Arnold E. N., Arribas O. and Carranza S. 2007. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, **1430**: 1–86.

Bischoff W. 1973. Echsen des Kaukasus. 3. Die Felseidechse, *Lacerta saxicola* Eversmann 1834. *Aquarien-Terrarien*, **12**: 406–409.

Bischoff, W. 1991. Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae 3. Die Gattung Lacerta. *Die Eidechse*, **2**(3): 5–16.

Bischoff W. 2003. Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil II: Die Gattung *Darevskia*. Die Eidechse, **14**(3): 65–93.

Bischoff, W. and Engelmann, W.-E. 1976. Herpetologische Ergebnisse einiger Sammelreisen im Kaukasus und in Transkaukasien. *Zoologischer Jahrbucher. Systematik*, **103**: 361–376.

Grechko V.V, Ciobanu D.G., Darevsky I.S., Kosushkin S.A. and Kramerov D.A. 2006. Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae). *Genome*, **49**: 1297–1307.

Darevsky I. S. 1993. The rock lizards of the Caucasus: the present state of the problem. Abstracts of the 7th Ordinary General Meeting S.E.H., Barcelona: 59.

Darevsky I.S. 1997. *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834. In: J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martinez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S.

Sofianidou, M. Veith and A. Zuiderwijk (Eds.). Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris: 258–259.

Darewskij I.S. and Scerbak N.N. 1993. *Coluber najadum* (Eichwald, 1831) – Schlanknatter. In: W. Böhme (Ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3/I., Schlangen (Serpentes) I. Aula-Verlag Wiesbaden: 131–144.

Engelmann W-E., Fritzsche J., Günther R. and Obst F.J. 1985. Lurche und Kriechtiere Europas. Neumann Verlag, Leipzig, 420 p.

Langerwerf B. 1978. Kaukasusrotshagedissen als ideale terrariumdieren. *Lacerta*, **36**(12): 196–204.

Lantz L.A. et Cyrén O. 1936. Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **61**: 159–181.

MacCulloch R.D., Fu, J., Darevsky I.S. and Murphy R. 2000. Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia-Reptilia*, **21**: 169–176.

Mertens R. and Wermuth H. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, 264 p.

Mehely L. 1909. Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der Muralis-Ähnlichen Lacerten. *Annales Musei Nationalis Hungarici*, **7**: 409–621.

Milto K.D., Pestov M.V. and Bezman-Moseyko O.S. 2010. Geographic distribution: *Darevskia brauneri szczerbaki* (Rock lizard). *Herpetological Review*, **41**(1): 106.

Perez-Mellado V. and Salvador A. 1988. The Balearic lizard (*Podarcis lilfordi* Gunther, 1874) of Menorca. *Arquivos do Museu Bocage*, **1**: 127–195.

Roitberg E.S. and Smirina E.M. 2006. Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation. In: Mainland and Insular Lizards: a Mediterranean Perspective. Florence. Florence University Press: 175–187.

Stamps J.A., Losos J.B. and Andrews R.M. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards.*The American Naturalist*, **149**: 64–90.

Sindaco R. and Jeremenko V.K. 2008. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere, Latina (Italy), 579 p.

Szczerbak N.N. 2003. Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Krieger Publish Compani, Malabar, 260 p.

Tuniyev B.S. 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophylous refugia. *Russian Journal of Herpetology*, **2**(2): 95–119.

Представлена 17 мая 2011; принята 31 августа 2011.